

rací, což je v evolučním hledisku velmi krátký čas. I přesto bylo prokázáno, že se zdvojení genomu u jeho přírodních tetraploidů neprojevuje zvětšením celé rostliny. Diploidy a tetraploidy jednoduše nelze rozeznat na základě morfologie. Co se ale s rostlinami děje hned poté, co proběhne duplikace genomu? Již teď víme, že nově vytvoření polyploidie se od svých diploidních rodičů v mnohém liší (některé rozdílly, jako je velikost korunního lístku nebo listové plochy a růžice, jsou ukázány na obr. 5). Konkrétní odpovědi na to, jak se mezi sebou liší etablovaný diploid, tetraploid a neotetraploid od jednotlivých buněk přes fenotyp až po evoluční zdatnost, snad budeme znát brzy. Stejně tak snad brzy zjistíme, zda může polyploidizace v krátkodobém hledisku zvýšit evoluční potenciál dané populace a pomoci jí překonat počáteční obtíže po vzniku neopolyploidů.

Nehoda, nebo náhoda?

Představili jsme si možné výhody a nevýhody genomové duplikace a jejich důsledky pro vzhled a život rostlin. Mnohoznačné, místy až protichůdné výsledky nás však nutí přemýšlet nad tím, co tedy v obecné míře polyploidizace pro rostliny znamená. Je pro svého nositele spíše benefitem,



nebo naopak negativní mutací? K čemu těm všem polyploidům, které ve volné přírodě i na polích vidíme, je znásobená genetická informace? Odpověď může být jednoduchá – výhodu polyploidizace může čerpat jen někdo a jen někdy. Polyploidie, podobně jako další mutace, vzniká náhodně a o tom, zda se vzniklý polyploid uchytí, rozhoduje kromě náhody i kontext – okolních podmínek, ale i vlastností daného

druhu. Jinou šanci bude mít polyploid ve stabilním prostředí obklopený svými diploidními konkurenty a jinou v období klimatických změn, kdy je krajina dynamická a otevírají se nové niky. Jinak se s duplikací genomu vypořádá jednoletka závislá na produkci semen (a tedy na funkční meióze), jinak klonální rostlina, která se po dekádách může množit vegetativně pomocí oddenků. V současném polyploidním výzkumu se tak razí koncept polyploida jako „nadějný obludy“ (hopeful monster): genomová duplikace se stane, což sice často nikam nevede, ale pokud se její nositel s novým stavem genomu dokáže rychle vyrovnat, může z vyšší genetické variability a nových znaků těžit a v konečném důsledku uspět. Zejména pokud se příroda kolem dynamicky mění a na obzoru jsou nové příležitosti.

Práci na tomto tématu finančně podpořila Evropská výzkumná rada (ERC) v rámci programu Evropské unie pro výzkum a inovace Horizont 2020 (grantová dohoda č. 850852).

Použitou literaturu uvádíme na webu Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2013, 4: 149–153, 6: 261–264; 2015, 1: 4; 2021, 3: 110–113.

Pavel Trávníček, Zuzana Chumová, Jan Ponert

Záhada částečné endoreplikace: orchideje a jejich evoluční trik

Věnováno památce Jana Sudy

Rostliny jsou obdivuhodně přizpůsobivé organismy. Jejich přirozeně přisedlý způsob života je totiž nutí vyrovnávat se s různými nástrahami prostředí, ve kterém žijí. Jedním z fascinujících mechanismů, který jim k tomu dopomáhá, je endopolyploidizace. Probíhá endoreduplikací, při níž se replikuje genom bez následného dělení buněk. To vede ke zvýšení úrovně ploidie (počtu kopií DNA) v buňkách. Výsledkem celého procesu jsou buňky obsahující více než dvě kopie genomu. Obzvláště běžný je tento jev u buněk se zvláštní funkcí (např. u prostorově složitých trichomů), u specializovaných pletiv (např. endospermu – výživného pletiva v semeni) nebo celých orgánů. Předpokládá se, že endoreduplikace hraje klíčovou roli v regulaci velikosti buněk a růstu rostlin. Pokud rostlina z nějakého důvodu potřebuje zvětšit velikost buněk, jednou z cest je zvyšování počtu kopií DNA.

Podle teorie nukleotypového efektu je totiž objem buňky úměrný celkovému množství DNA bez ohledu na informace, které jsou jí kódovány. Zároveň jde o častou reakci na environmentální stresory, jímž jsou rostliny vystaveny. Např. během sucha mohou zvýšit ploidii v buňkách listů, což jim pomáhá udržet plochu listů a zlepšit účinnost využití vody. Vliv na růst a vývoj určitých orgánů pak dobře demonstrují plody rodu lilek (*Solanum*), u kterých byl prokázán vliv stupně endoreduplikace

na zvětšování buněk, což má přímou souvislost s vývojem a růstem plodů (obr. 3).

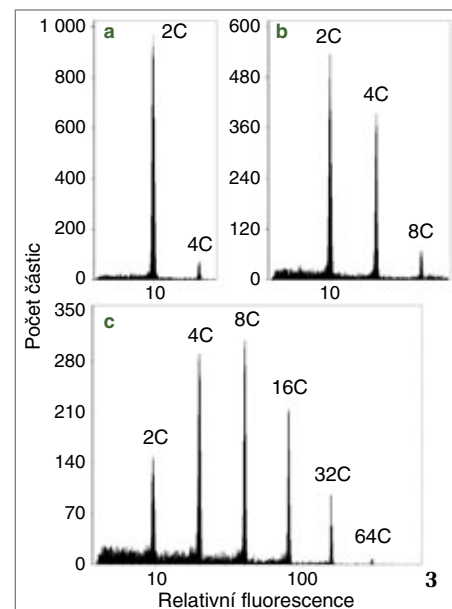
Mechanismus a zjišťování endopolyploidie

Endoreduplikace je varianta buněčného cyklu, při které se DNA replikuje bez následného dělení. Takový proces se nejčastěji odehrává při vzniku buněk se speciální funkcí nebo s postupným vývojem již diferencovaných buněk. Dochází ke zdvojení obsahu jejich jaderné DNA, aniž by



1 *Paphiopedilum tranlienianum* – zástupce výhradně asijského rodu *Paphiopedilum* z podčeledi *Cypripedioideae*, který je typický velkými genomy a přítomností částečné endoreplikace. Blíže v textu. Foto J. Ponert

buňka dospěla k metafázi mitotického dělení, tedy k oddělení vzniklých kopií v podobě chromozomů. Protože jde o zdvojení uvnitř jediné buňky, nazýváme proces endoreduplikací. Podobný proces představuje endomitóza, při které se buňky také nedělí, ale proběhne metafáze a výsledkem je větší počet chromozomů uvnitř buňky. Endomitóza se však u rostlin vyskytuje velmi vzácně, a v textu ji proto nebudeme dále rozebírat. Pokud je zřetězeno více cyklů endoreduplikace, obsah DNA se dále násobí. Pro odlišení jednotlivých buněk,

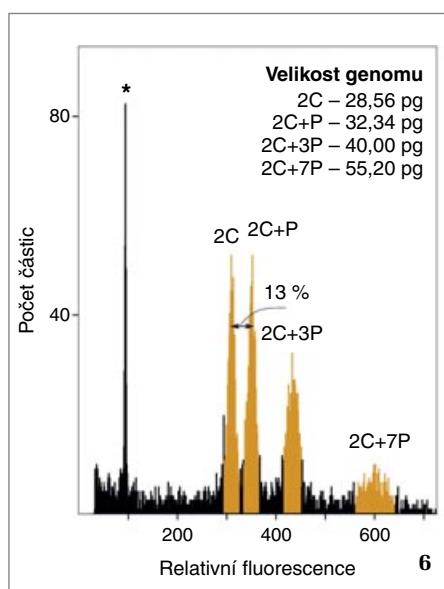
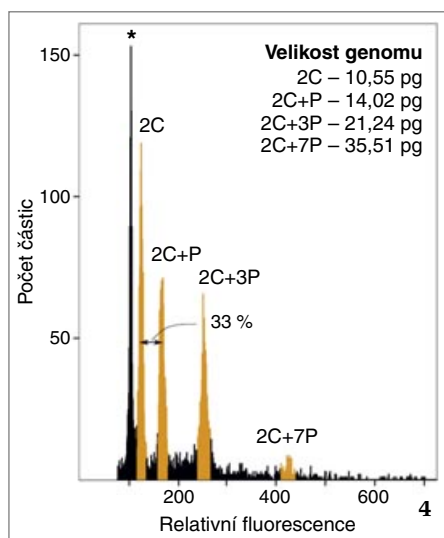


resp. endoreduplikačních cyklů, kterými buňky procházejí, je zaveden následující systém značení. Diploidním somatickým buňkám náleží označení 2C (C je konstantní množství DNA odpovídající haploidním gametám, a protože somatické buňky jsou odvozeny z buňky vzniklé splnutím dvou gamet, je jejich označení 2C). V pletivech rostlin se tak lze setkat s buňkami, které projdou jedním cyklem endoreduplikace, značenými 4C, po dvou cyklech 8C atd. Běžně se zde setkáme s buňkami v endoreduplikační řadě 2C – 4C – 8C – 16C – 32C – atd. Není neobvyklé, že vysoce specializovaná pletiva, např. endosperm, mohou poměrně běžně dosahovat 512C. To znamená, že jejich jádra prošla 8 po sobě jdoucími cykly zdvojení DNA.

Pro detekci endopolyploidie se v současné době využívá zejména průtoková cytometrie. Tato metoda je v botanice založena na zjišťování množství DNA v buněčných jádrech pomocí jejich fluorescence (principům a využití průtokové cytometrie v botanice se detailně věnoval článek v Živě 2005, 1: 46–48). Vzhledem k tomu, že se v průtokovém cytometru detekuje vždy velké množství jader uvolněných z určitého pletiva (listu, květu apod.), velmi snadno se odhalí, zda konkrétní pletivo obsahuje buňky s endoreduplikovanými jádry, jejich stupeň endoreduplikace, případně jejich vzájemný poměr (obr. 3). Nevýhodou zůstává fakt, že uvolněná jádra nelze zpětně přiřadit ke konkrétním buňkám, tedy ani k funkcím, které buňky s endoreduplikovanou DNA v pletivu plní. Danou nevýhodu jsou schopny eliminovat pokročilejší techniky, např. laserová skenovací cytometrie (Laser Scanning Cytometry, LSC), při nichž se zachová přirozená organizace pletiva a stupeň endoreduplikace je zjišťován přímo v konkrétních buňkách.

Evoluční význam endopolyploidie – výhody a nevýhody

Endopolyploidie je u rostlin velice častým jevem a odhaduje se, že až 90 % nedřevnatých krytosemenných vykazuje její přítomnost alespoň v některých pletivech. Uvažuje se o dvou hlavních důvodech, proč tomu tak je. Endoreduplikace, klíčový



způsob vzniku rostlinné endopolyploidie, je úzce spjata s růstem a vývojem buněk, pletiv i orgánů, nebo je považována za jakousi univerzální odpověď rostlin na vnější (abiotický i biotický) stres. Endoreduplikace hraje nezastupitelnou roli v růstu a vývoji rostlin a bývá spojena s aktivací specifických transkripčních programů, charakteristických pro každý typ buněk



určujících jejich identitu. V každém rostlinném orgánu se můžeme setkat s buňkami, které plní zvláštní funkci a mají zároveň endoreduplikovaná jádra. Třeba prostorově složité trichomy listů huseničky rolního (*Arabidopsis thaliana*), modelového organismu rostlinné molekulární genetiky, obsahují 32C jádra, tedy taková, jež prošla čtyřmi cykly endoreduplikace.

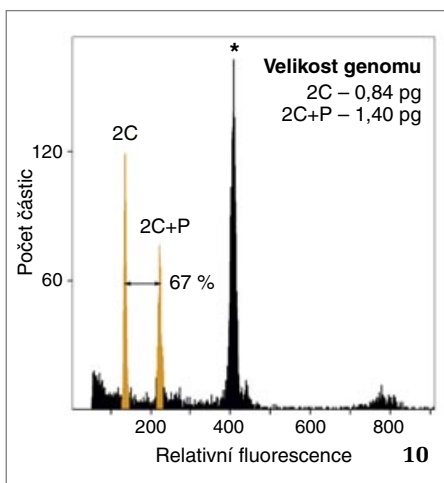
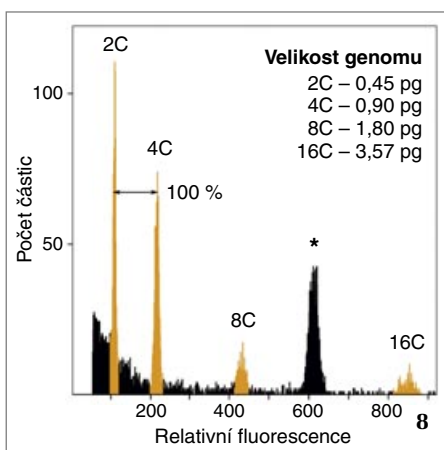
2 Horský mlžný les je ukázkou biotopu, který hostí obrovské množství epifytických druhů orchidejí a v Jižní a Střední Americe je obzvlášť bohatý na druhy ze subtribu *Pleurothallidinae*. Ekvádor, provincie Azuay. Foto Z. Chumová

3 Lilek višňový (*Solanum pseudocapsicum*) z pohledu průtokového cytometru a frekvence endopolyploidizovaných buněk – tedy buněk, které prošly kompletním zmnožením genomu, kde se konstantní část genomu C z původních 2C somatických buněk postupně zdvojnásobuje na 4C, 8C, ... buňky, v některých orgánech. Obr. a – typický profil listového pletiva s dominantní somatickou 2C fází jader, b – cytometrický profil korunních lístků s výrazným zastoupením buněk po jednom či dvou cyklech endopolyploidizace (4C a 8C jádra), c – typický profil plodu zástupců rodu lilek s mnohočetným zastoupením buněk v různých stádiích endopolyploidizace (od somatických 2C jader až po jádra s pětinasobným zmnožením DNA – 64C). U všech obrázků je relativní fluorescence (osa x) v logaritmické škále.

4 až 7 Rod vstavač (*Neotinea*) je představitelem orchidejí s částečnou endoreplikací (při ní se v jádrech buněk zdvojují jen určité části genomu), která zde dosahuje rekordního poměru v replikované a nereplikované části genomu. Zatímco u vstavače trojzubého (*N. tridentata*, obr. 4, 5 a na 1. str. obálky) je replikována třetina genomu, u čistě mediteránního druhu vstavače mléčného (*N. lactea*, obr. 6 a 7) jde pouze o 13 % genomu. Zajímavé je, že velikost replikované části genomu mají v absolutní hodnotě téměř totožnou (3,5 a 3,8 pikogramu), a příčinou velkého rozdílu při vyjádření v relativních jednotkách (tedy v procentech z velikosti genomu) je značný rozdíl v celkové velikosti genomu obou zástupců. Cytometrický standard – hrách setý (*Pisum sativum*) – je v obou histogramech označen hvězdičkou, cytometrický signál z orchidejí zvýrazněn oranžovou barvou. Na obr. 5 vstavač trojzubý z naší nejpočetnější populace v národní přírodní rezervaci Strabišov-Oulehla, která čítá stovky jedinců.

Jižní Morava. Na obr. 7 je vstavač mléčný (italský ostrov Sardinie, poblíž městečka Macumere), který je typickým druhem pro střední a východní mediterán, zatímco na Pyrenejském poloostrově ho střídá velmi podobný druh *N. conica*. Foto P. Trávníček (obr. 5) a J. Ponert (7)

8 až 11 Rod *Lepanthes*, zástupce ze subtribu *Pleurothallidinae*, jehož druhy mají oba typy endoreplikace – konvenční (běžnou) i částečnou. Zatímco *L. acarina* (obr. 8 a 9) replikuje kompletní genom, druh *L. katleri* pouze dvě třetiny genomu (10 a 11). To může souviset s celkovou velikostí genomu, která je u *L. katleri* téměř dvojnásobná. Cytometrický standard (lilek višňový) je v obou histogramech označen hvězdičkou, cytometrický signál z orchidejí oranžově. Na snímcích jihoamerický druh *L. acarina* a peruánský *L. katleri* pěstované ve sbírkách Botanické zahrady Praha v Troji. Foto J. Ponert (obr. 9 a 11)



Plody rajčat jsou tvořeny z naprostě většiny endoreduplikovanými buňkami, a to v různých stádiích od 4C do 128C. Doprovodným efektem znásobení genetické informace je zvýšení transkripční aktivity, což může hrát důležitou roli např. při syntéze stavebních prvků buněčné stěny, která musí na zvětšování objemu buňky zákonitě reagovat.

Právě snadnější modifikace transkripční aktivity nejrozličnějších genů metabolických drah nebo genů zmírňujících stres nabízí možné vysvětlení, proč je endoreduplikace považována za univerzální odpověď rostlin na stresové podmínky. Prokázaná souvislost endoreduplikace se zvýšenou expresí genů regulujících složení buněčné stěny hraje roli v reakcích na poškození pletiv třeba okusem či jiným mechanickým vlivem. Taková exprese není významná jen při výstavbě nové buněčné stěny, ale také při jejím posilování nebo přestavbě (remodelaci), což jsou velmi důležité schopnosti buněk např. při napadení patogeny. Z obrácené perspektivy bylo prokázáno, že určité stresové podmínky, kterým byly rostliny experimentálně vystaveny – poškození DNA ultrafialovým zářením, tepelné působení na buňky, sucho apod. – u nich vyvolaly indukci endopolyploidie, což poukazuje na vzájemnou propojenost těchto jevů. Schopnost lokální indukce endopolyploidie, tedy týkající se konkrétní části rostliny (např. poškozeného pletiva), umožňuje rostlinám odpovídajícím způsobem reagovat na stresový faktor jen tam, kde je zapotřebí. To se z hlediska energetických nákladů jeví jako ideální strategie, protože investice do zmírnění následků stresových faktorů je cílená.

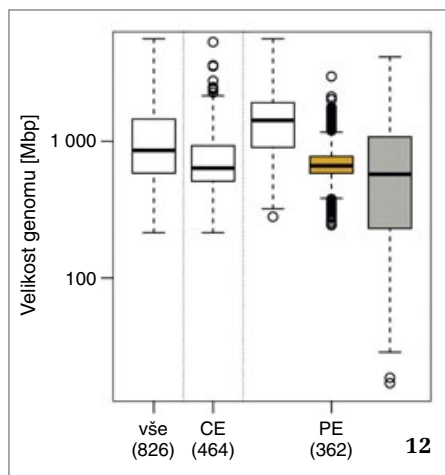


Nejvýznamnější nevýhodou replikování kompletní jaderné DNA je bezesporu energetická a především zdrojová náročnost takového počínání. Vezmeme-li v potaz, že základními stavebními prvky DNA jsou uhlík, dusík, kyslík, vodík a fosfor, je zřejmé, že hlavní limitací pro nekontrolované zmnožování DNA u rostlin bude zejména dusík a fosfor. Vliv obsahu fosforu na stupeň endoreduplikace byl prokázán např. u ječmene obecného (*Hordeum vulgare*), kde kořeny vystavené nedostatku fosforu vykazaly nižší míru endoreduplikace pletiv než kořeny pěstované v nutričně vyvážených podmínkách. Zde je namístě připomenout, že endopolyploidie nepostihuje celý organismus, ale naopak bývá lokalizována tam, kde je to z jakéhokoli důvodu pro rostlinu vhodné. Jde o zásadní rozdíl oproti polyploidizaci, která postihuje celý organismus, tedy veškeré jeho buňky. Protože jsou oba jevy spojeny se zmnožením DNA, týká se jich podobné výhody a nevýhody (viz také předchozí článek na str. 159–163). Bývá pravidlem, že se zvyšující se celkovou ploidií organismu úměrně klesá míra endopolyploidizace konkrétních buněk i pletiv, neboť lokální zvyšování počtu kopií DNA již není potřebné. Na druhou stranu si lze představit situaci, kde jsou v prostředí s málo stavebními prvky DNA (jmenovitě dostupného dusíku a zvláště fosforu) polyploidní rostliny znevýhodněny. Naopak jsou oproti nim zvýhodněni diploidní jedinci s dobře vybalancovanou a lokalizovanou endopolyploidií. Tuto lákavou teorii o kompromisu (trade-off) mezi celkovou polyploidií a endopolyploidií bude však nutné dále testovat v kontextu širších souvislostí, např. stresových podmínek nebo transkripční aktivity.

Částečná endoreplikace orchidejí

U orchidejí se vedle běžné endoreduplikace (CE, z anglického Conventional Endoreplication) vyvinul speciální typ endoreplikace, u kterého nedochází ke zmnožení celého genomu. Replikují se pouze jeho části, a proto se tento proces nazývá částečná endoreplikace (PE – Partial Endoreplication, genom se nereplikuje celý, takže nelze používat pojem endoreduplikace). Jev je znám u čtyř z pěti podčeledí čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*). Nevyskytuje se pouze u evolučně nejbazálnější podčeledi *Apostasioideae*, pravděpodobně vznikl až po jejím oddělení od společného předka. Výskyt částečné endoreplikace napříč čeledi je poněkud náhodný s výjimkou podčeledi *Orchidoideae*, kde je téměř všudypřítomná (obr. 4–7 a na 1. str. obálky). Podrobnější screening v druhově nejpočetnější podčeledi *Epidendroideae* ukázal, že je částečná endoreplikace úzce spjata s velikostí genomu, a to i na úrovni nižších taxonomických jednotek, jako je rod. Není výjimkou, že u jednotlivých zástupců konkrétních rodů mají druhy s menším genomem standardní endoreduplikaci (s replikací kompletního genomu), zatímco druhy s větším genomem vykazují částečnou endoreplikaci. Takové schisma dobře demonstruje rod *Lepanthes* (obr. 8–11). Dále se ukázalo, že část genomu, která je replikována, je druhově specifická, to znamená, že všichni zástupci téhož druhu vykazují stejný vzor částečné endoreplikace, který lze vyjádřit např. takto: 2C – 2C+P – 2C+3P – 2C+7P. Zatímco základní somatická buňka obsahuje 2C velikost jaderné DNA, po prvním kole částečné endoreplikace přibude replikovaná část genomu P, jejíž velikost je pro konkrétní druh konstantní (velikost genomu takové buňky lze vyjádřit jako 2C+P). V dalším kole endoreplikace se z původní 2C velikosti opět zreplikuje část P, ale protože se už jedna kopie P-části genomu v buňce vyskytuje, tak ta se po vzoru běžné endoreduplikace zdvojnásobí a po dvou kolech částečné endoreplikace má výsledná buňka 2C+3P velikost genomu. V dalším kole se opět zdvojnásobí počet kopií P-části genomu a přibude další kopie z původní 2C velikosti na výsledný stav 2C+7P. I když tato řada může teoreticky pokračovat donekonečna, v praxi se setkáváme maximálně s velikostí jaderného genomu na úrovni 2C+15P, odpovídající čtyřem cyklům částečné endoreplikace.

Detailní průzkum blízce příbuzných druhů také ukázal, že velikost replikované P-části genomu je poměrně málo variabilní a s fylogenetickou vzdáleností druhů se její rozdíly zvyšují jen zvolna. Nereplikovaná část genomu podléhá mnohem rychlejší změně, kde se i sesterské druhy mohou výrazně lišit (obr. 4 a 6). Tento fakt mimo jiné znamená, že změna celkové velikosti genomu druhů s částečnou endoreplikací je mnohem více ovlivněna změnami v nereplikované části genomu. To velmi dobře koresponduje se zjištěním, že jsou v nereplikované části genomu nahromaděny repetitivní elementy, které považujeme za jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících obrovskou variabilitu velikosti genomu rostlin. Naopak replikovaná P-část genomu je bohatá na kódující sekvence genů a obsahuje mnohem nižší zastoupení repeti-



tivní DNA. Jinými slovy lze říci, že orchideje si osvojením částečné endoreplikace vytvořily velmi účinný nástroj, který jim umožňuje zmnožit jen funkční části genomu, zatímco redundantní (nadbytečná) DNA obsahující repetitivní elementy zpravidla replikována není. Spojíme-li to se skutečností, že způsob endoreplikace, jak již bylo řečeno, je spjat s celkovou velikostí genomu konkrétního druhu, je zřejmé, že u orchidejí došlo k evoluci velmi účinné strategie, jak šetřit energii a zdroje a zároveň těžit z výhod endopolyploidizace. Ve zkratce si to můžeme představit tak, že má-li orchidej relativně malý genom, pak je typ endoreplikace konvenční a replikuje se celý genom. Když velikost genomu vzroste nad určitou kritickou hranici, orchidej přechází na částečnou endoreplikaci a začne replikovat jen tu část genomu, která z velké části nese funkční geny. Tím se zajistí, že zvýšená transkripční aktivita spjatá s endopolyploidii zůstane zachována, zároveň se ale ušetří energie a zdroje nutné k replikaci kompletního genomu. Kritickou velikost genomu, při které dojde ke zvratu v typu endoreplikace ve prospěch částečné endoreplikace, je ale nutné brát spíše jako myšlenkový konstrukt, který zatím nebylo možné empiricky ověřit. Rodů, kde se vyskytují oba typy endoreplikace, existuje totiž relativně málo a dosud nebyly podrobeny detailnímu výzkumu. Navíc některé z nich (např. rody *Lepanthes*, *Restrepia*) mají spletitou evoluci a rozliše-

12 Srovnání velikostí genomu orchidejí stanovených u zástupců subtribu *Pleurothallidinae* s konvenční (CE) a částečnou (PE) endoreplikací.

U druhů s částečnou endoreplikací lze jejich celkový genom (bílý box) virtuálně rozdělit na replikovanou část (oranžový box) a nereplikovanou část (šedý box).

Osa y je v logaritmické škále.

Počty v závorce znamenají změřené druhy v rámci jednotlivých kategorií.

13 Rod *Dracula* zahrnuje asi 150 druhů, které mají výhradně částečnou endoreplikaci, při níž replikují téměř všechny druhy stejně velkou část genomu bez ohledu na jeho celkovou velikost. Na snímku *D. chimaera*. Foto J. Ponert

14 Závislost nereplikované části na celkové velikosti genomu u tří rodů ze subtribu *Pleurothallidinae*, které mají výrazné zastoupení druhů s částečnou endoreplikací. Linky v příslušných barvách představují regresní přímky pro každý rod zvlášť. Obě osy jsou v logaritmické škále.

15 Rod *Restrepia* je jeden z rodů, kde se podle velikosti genomu mění typ endoreplikace. Zobrazený druh *R. portillae* má díky malému genomu konvenční typ endoreplikace.

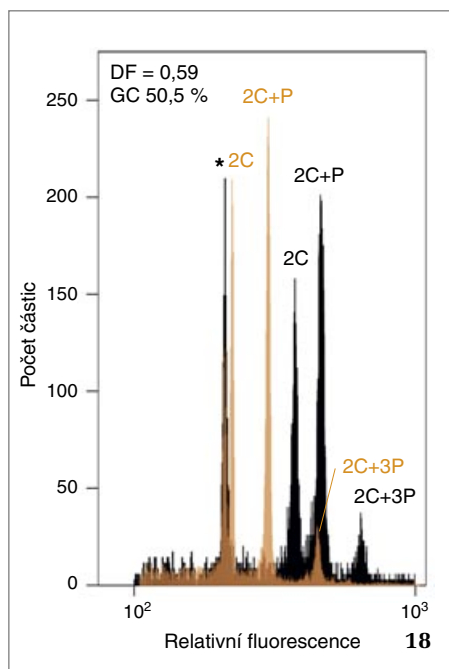
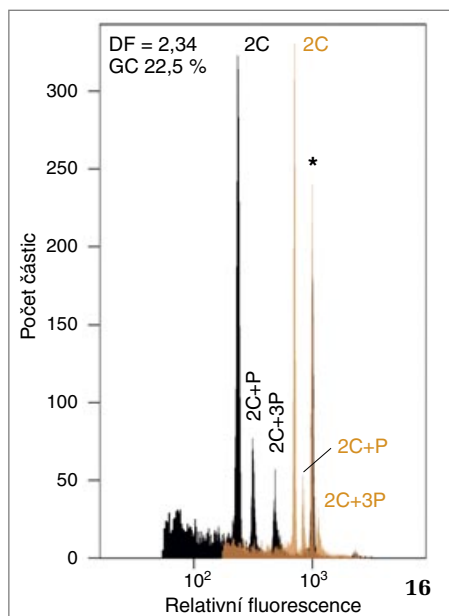
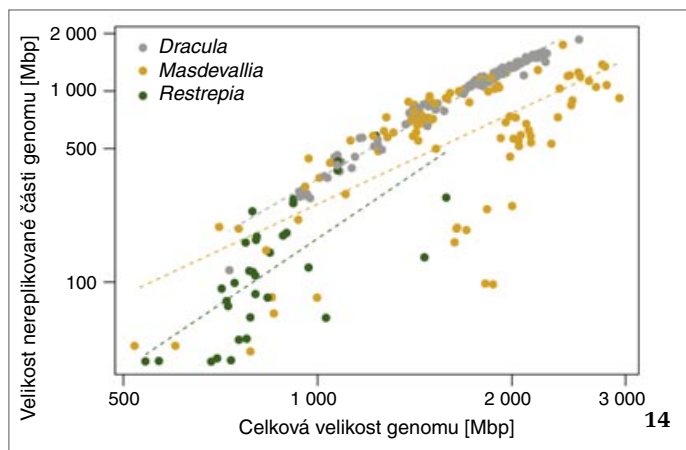
Foto J. Ponert

16 až 19 Cytometrické profily dvou druhů orchidejí s částečnou endoreplikací, které představují dosud známé extrémy v zastoupení GC-párů bází v genomu (G – guanin, C – cytozin). Zatímco středoamerická *Specklinia guanacastensis* (obr. 16 a 17) obsahuje pouhých 22,5 % GC-párů, jihoafrická *Disa multifida* (obr. 18 a 19) má 50,5 % GC-párů. Zastoupení bází v genomu se stanovuje průtokovou cytometrií pomocí měření s dvěma fluorescenčními barvami, které se rozdílně vážou na DNA. Propidium jodid (PI) je interkalární barvivo a rovnoměrně se váže na celou DNA (vmezeří se mezi dvě vlákna dvoušroubovice bez ohledu na to, jakými nukleotidy je daná DNA tvořena; černě podbarvený histogram). Naproti tomu DAPI (4',6-diamidin-2-fenylindol) je AT-selektivní barvivo vážící se na AT-páry v DNA (oranžově podbarvený histogram, A – adenin, T – thymin). Poměr relativních fluorescencí ke stejnému standardu u obou barviv (dye factor, DF) je určující pro výpočet bázeického (nukleotidového) složení genomu. Všechny orig. P. Trávníček.

Foto J. Ponert (obr. 17) a T. Yagame (19)

ní jednotlivých vývojových linií, které by ukázaly podrobnou strukturu jejich příbuzenských vztahů, zůstává nejasné a nedají se učinit věrohodné závěry.

Co však víme s jistotou, je, že částečná endoreplikace má u orchidejí zásadní vliv na celogenomové změny, které můžeme stanovit pomocí průtokové cytometrie – tedy velikost genomu a poměr AT/GC párů bází v jaderné DNA (nukleotidy A – adenin, T – thymin, G – guanin, C – cytozin). Podrobná studie subtribu *Pleurothallidinae* (Chumová a kol. 2021), druhově nejbohatší skupiny orchidejí čítající přes 5 800 druhů z podčeledi *Epidendroideae* (obr. 9, 11, 13, 15, 17 a na 2. str. obálky),



prokázala, že druhy s částečnou endoreplikací mají průkazně větší průměrné velikosti genomu než druhy s konvenční (celkovou) endoreplikací. Celková variabilita velikostí v obou skupinách je však téměř totožná a druhů s částečnou endoreplikací najdeme u těchto orchidejí asi 33 % (odhadnuto z proporce zastoupení obou typů endoreplikace u jednotlivých rodů

a celkového počtu akceptovaných druhů v rodech; obr. 12). Studie dále ukázala výše zmíněný fakt o těsné vazbě celkové velikosti genomu na jeho nereplikovanou část (obr. 14), což mimo jiné znamená, že přeměna endoreplikačního cyklu na částečnou endoreplikaci dovoluje orchidejím mnohem volnější regulaci akumulace repetitivních elementů v genomu – jde

pravděpodobně o klíčový faktor, který stojí za tím, že druhy s částečnou endoreplikací mají v průměru větší celkovou velikost genomu.

Zajímavostí je, že částečná endoreplikace umožňuje modifikace genomu i v jeho nukleotidovém složení. U vyšších rostlin se obvykle setkáváme s poměrně konzervovanou skladbou genomu, co se týče poměru AT a GC párů bází. Většina rostlin má relativně úzké rozpětí v rozmezí přibližně 33–49 % GC párů bází v genomu a vyšší zastoupení GC párů bází bývá spojováno s větší stabilitou DNA (díky třem vodíkovým můstkům u GC párů bází oproti dvěma u AT párů). Právě stabilita DNA je považována za klíčovou vlastnost rostlin v jejich schopnosti osídlovat extrémnější ekologické podmínky, především z hlediska sezónních výkyvů teplot (např. vysokohorské a polární oblasti) nebo srážek (např. polopouštní oblasti). Z tohoto obvyklého vzorce značně vyčnívají orchideje, kde se setkáme s poměrem GC párů bází v rozmezí 22,5–50,5 %, což jsou nejen nové absolutní hranice pro vyšší rostliny, ale představují i ojedinělý rozsah v rámci jedné skupiny eukaryotních organismů. Oba extrémy a také celkově větší variabilitu v poměru bází mají orchideje s částečnou endoreplikací (obr. 16–19). Pravděpodobné vysvětlení může spočívat v akumulaci různých rodin repetitivních elementů DNA, které mohou být extrémně bohaté, nebo naopak chudé na GC báze. Protože druhy s částečnou endoreplikací nemusejí proliferaci takových elementů příliš regulovat, je možné, že extrémy v genomickém poměru bází jsou dosaženy právě tímto mechanismem. Na druhou stranu je ale nutné zmínit, že i u orchidejí byla vysledována vazba obsahu bází na klimatické podmínky nebo na životní formu (geofyty versus epifyty). Odhalení příčin extremizace genomického složení orchidejí však není uspokojivě vysvětleno a vyžaduje další výzkum.

Studium tohoto tématu bylo financováno z národních projektů Grantové agentury ČR (20-04844S, 17-18080S) a dlouhodobého výzkumného záměru RVO 67985939.

Doporučenou literaturu uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2008, 4: 160–161; 2013, 3: 108–110.